

Importance de la pigmentation dans l'étude taxonomique des Buthidae néotropicaux (Arachnida, Scorpiones)¹

par Wilson R. LOURENÇO

Résumé. — La possibilité d'utiliser des caractères tirés de la pigmentation, pour l'étude taxonomique des Scorpions, en particulier ceux de la famille des Buthidae, est envisagée et discutée depuis de nombreuses années par divers auteurs, tels que KRAEPELIN (1911, 1913), HOFFMANN (1932), MELLO-LEITÃO (1931, 1939, 1945). Plus récemment, plusieurs auteurs ont mis en doute la validité de ce caractère, exprimant l'existence d'une importante variabilité intraspécifique. Par des exemples tirés de plusieurs genres de Buthidae néotropicaux nous voulons montrer l'existence de cas où le caractère pigmentation (ornementation) est pratiquement constant à l'intérieur des espèces examinées, comme chez *Tityus fasciolatus* (LOURENÇO, 1980). Les cas de variabilité retrouvés chez des espèces des genres *Centruroides* et *Ananteris* (STAHNKE, 1971 ; WILLIAMS, 1980 ; LOURENÇO, 1982b) se justifient par l'existence d'espèces polymorphes. Nous remarquons que si des espèces polymorphes existent, elles semblent être encore plutôt l'exception que la règle ; donc la condamnation absolue par certains chercheurs de l'utilisation des ornements dans l'étude taxonomique des Scorpions nous paraît injustifiée.

Abstract. — The possibility of using color and pigmentation as a useful character in Scorpion's taxonomy is discussed. The existence of some polymorphic species, showing different color or pigment patterns, was the original reason that motivated some authors to establish that such a character was no good for scorpion's taxonomy. Several examples are given, demonstrating that species as *Tityus fasciolatus* have an invariable pigment pattern. The cases of polymorphic species seems to be, until now, more an exception than a rule ; therefore, the character color and pigmentation is to be considered with more attention.

W. R. LOURENÇO, *Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du Muséum national d'Histoire naturelle, 61, rue Buffon, 75005 Paris, France.*

INTRODUCTION

Parmi les caractères qui peuvent être utilisés dans l'étude taxonomique des Scorpions, la pigmentation apparaît comme celui qui attire le plus rapidement l'attention du déterminateur.

Presque tous les Scorpions présentent une coloration cuticulaire et des pigments sous-cuticulaires ; cependant, ce sont les espèces appartenant à la famille des Buthidae qui exhibent des dessins complexes, parfois même beaux, en raison de la présence de pigments sous-cuticulaires bien distincts.

1. Travail présenté au VII^e Colloque d'Arachnologie, Nancy, 1-4 septembre 1982.

L'utilisation de la pigmentation pour l'étude taxonomique des espèces appartenant à d'autres familles que celle des Buthidae, n'est pas complètement à exclure ; néanmoins, dans ces autres familles, l'importance de la pigmentation est faible par rapport à celle des autres caractères. Pour les Buthidae, néanmoins, en particulier pour les genres possédant un nombre d'espèces assez élevé, la pigmentation est un caractère séduisant, qui parfois permet à lui seul l'identification des espèces.

Depuis de nombreuses années, différents auteurs, KRAEPELIN (1911), HOFFMANN (1932), MELLO-LEITÃO (1931, 1939, 1945), ont à la fois souligné l'importance du caractère « coloration », et exprimé des réserves sur son utilisation, en raison de sa « variabilité ». On remarque cependant que, systématiquement, ces mêmes auteurs ont utilisé la coloration ou la pigmentation dans leurs clés de détermination, montrant ainsi l'impossibilité d'une détermination des espèces sans l'utilisation de ce caractère.

Deux raisons fondamentales motivent la défiance des auteurs. D'une part, la majorité des auteurs anciens, et même certains contemporains, n'ont pas disposé d'un matériel bien préservé, constitué d'échantillons homogènes et significatifs, obtenus à l'intérieur de populations bien définies. En réalité, la systématique développée par ces auteurs a suivi une méthodologie muséologique qui ne convient plus à l'heure actuelle pour déceler le véritable degré de variabilité d'un caractère. D'autre part, très souvent les auteurs n'ont pas su préciser la différence entre la coloration générale, c'est-à-dire celle de la cuticule, et les dessins formés par la pigmentation sous-cuticulaire. En réalité, la couleur de la cuticule varie beaucoup et dépend de l'état et de l'âge du Scorpion. Au début de chaque intermue, la teinte générale est beaucoup plus claire ; lors du rejet de l'ancienne cuticule, la cuticule néoformée est encore mince et peu colorée ; les pigments sous-cuticulaires, situés dans les cellules épidermiques sont alors bien plus nets. On remarque aussi que la cuticule rejetée est translucide, dépourvue de pigments (fig. 4).

Les observations faites depuis quelques années sur la pigmentation (LOURENÇO, 1978, 1979, 1980) ont montré avec un assez grand degré de fiabilité que la disposition de la pigmentation sous-cuticulaire est pratiquement invariable pour une espèce donnée, tant au plan ontogénétique qu'entre les individus d'une population bien définie. Cependant, à plusieurs reprises, des spécialistes ont émis des réserves qui nous amènent à la présente analyse critique.

Les observations se limitent aux genres américains de la famille des Buthidae, ceux que nous connaissons le mieux. Parmi les dix genres connus de Buthidae du Nouveau Monde, quatre ont été retenus : *Tityus*, *Ananteris*, *Isometrus* et *Centruroides*. Pour les six genres restants, un *Rhopalurus* n'a pas de pigments bien distincts, et les cinq autres, *Zabius*, *Microtityus*, *Alayotityus*, *Darchenia* et *Mesotityus*, sont insuffisamment connus pour être compris dans cette analyse.

1 — Un exemple de confusion entre les notions de « coloration » et de « pigmentation » dans le genre *Tityus*

Parmi les Buthidae américains, le genre *Tityus* est celui qui possède le plus grand nombre d'espèces, dépassant à l'heure actuelle la centaine.

Ce grand nombre d'espèces a suscité des essais de classement en groupes artificiels. L'une des méthodes les plus tentantes pour diviser les *Tityus* est celle de KRAEPELIN (1911) ;

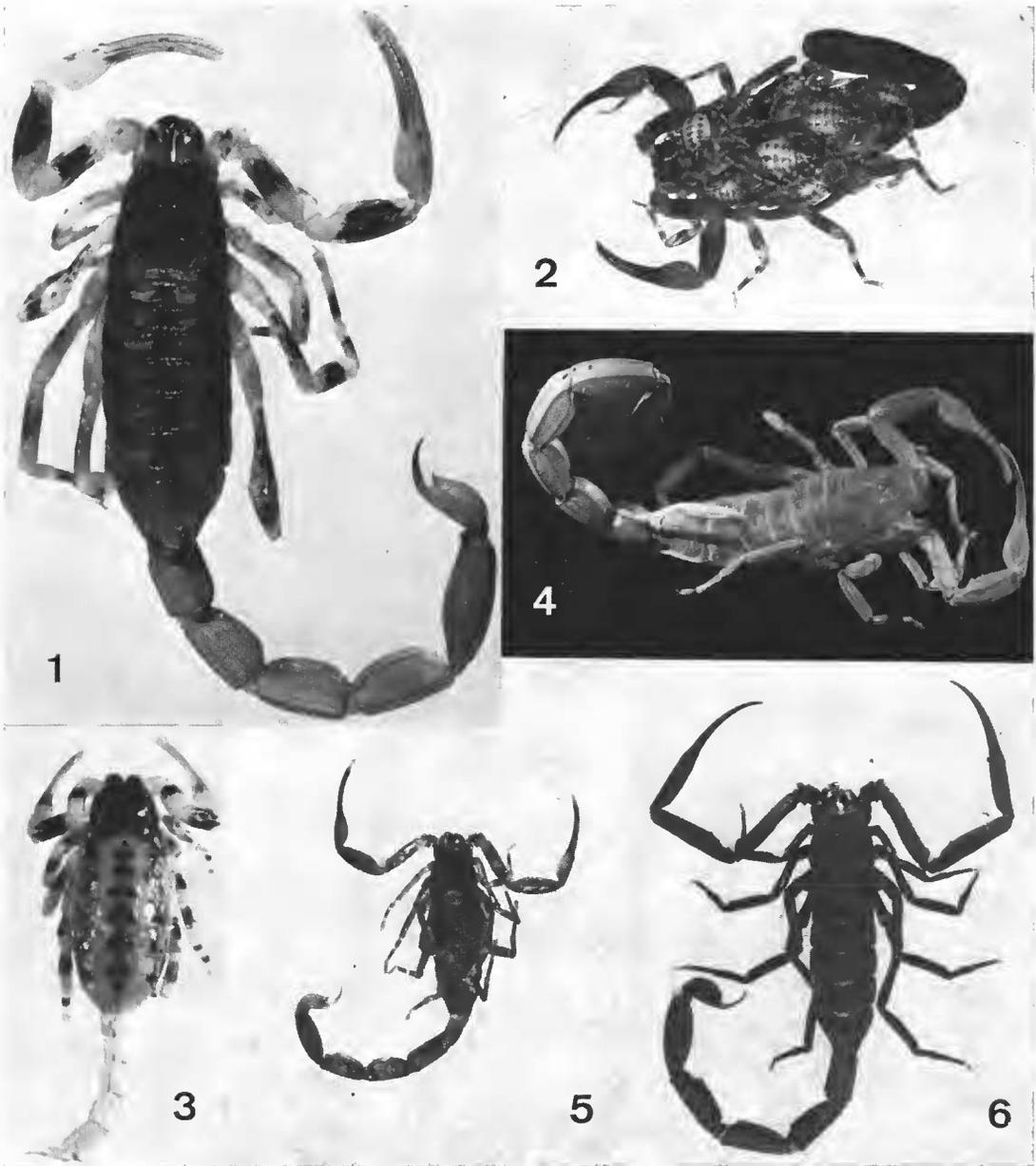


FIG. 1 à 4. — *Tityus fasciolatus* avec sa pigmentation caractéristique : 1, pré-adulte ; 2, larves juste après leur naissance ; 3, une larve à plus fort grossissement ; 4, exuvie dépigmentée.

FIG. 5 et 6. — *Tityus cambridgei* : 5, immature, avec sa pigmentation caractéristique ; 6, ♂ adulte, la sclérisation très accentuée de la cuticule masque les pigments épidermiques.

elle fut suivie depuis par divers auteurs. Trois groupes sont définis : 1) les *Tityus* « noirs » de grande taille (de 70 à 100 mm) ; 2) ceux de taille moyenne (de 50 à 70 mm) jaunâtres ou châtain, qui présentent souvent des bandes noires longitudinales ou confluentes ; 3) les petits *Tityus* (de 20 à 50 mm) dont les nombreuses taches sombres forment des dessins complexes.

Les deux derniers groupes sont actuellement les mieux connus, et on a pu constater, à partir de l'étude de quelques espèces comme *Tityus fasciolatus*, *T. dorsomaculatus* et *T. stigmurus* (espèces appartenant au deuxième groupe), et *Tityus mattogrossensis*, *T. paraguayensis* et *T. pusillus* (espèces appartenant au troisième groupe), que les dessins ne présentaient pratiquement aucune variabilité au cours du développement postembryonnaire et qu'ils étaient déjà présents chez les embryons en fin de développement. La coloration générale, néanmoins, c'est-à-dire celle que présente la cuticule, est variable, puisque naturellement elle passe par un processus de sclérification après chaque exuviation ; après une mue, le jeune Scorpion présente une cuticule de coloration claire qui fonce progressivement jusqu'à la mue suivante. Les intermue n'étant pas très longues, la cuticule des jeunes Scorpions n'est jamais très foncée. Au stade adulte, le Scorpion ne mue plus, et la sclérification de la cuticule s'accroît ; parmi les adultes très âgés, on trouve alors des spécimens avec une cuticule très foncée ; dans ces cas, évidemment, les pigments sous-cuticulaires sont difficiles à observer, et le dessin est peu visible.

Pour les Scorpions du premier groupe, le développement postembryonnaire a été peu étudié ; néanmoins, l'observation d'un important échantillon de l'espèce *Tityus cambridgei*, comprenant des adultes et des jeunes à divers stades du développement, a montré que les jeunes ressemblent d'avantage aux Scorpions du troisième groupe qu'aux adultes de sa propre espèce ; ceci s'explique par le fait que *T. cambridgei* passe, après l'acquisition du stade adulte, par un processus de sclérification très accentuée, qui rend difficilement observables les dessins dus aux pigments épidermiques, qui sont pourtant présents, mais masqués par le ton très foncé de la cuticule (fig. 5 et 6).

Au plan pratique, ce type de situation a posé des problèmes d'ordre taxonomique, car dans la région de distribution des gros *Tityus* « noirs » (en particulier l'Amazonie), on trouve également les petits *Tityus* tachetés du troisième groupe. On constate alors que, par ignorance des phénomènes exposés ci-dessus, divers auteurs ont pris les formes immatures des espèces du premier groupe pour des adultes des espèces du groupe trois.

2 — Situations dans lesquelles le caractère « pigmentation » paraît invariable. Cas des formes du « complexe » *Tityus trivittatus* et en particulier de *Tityus fasciolatus*.

Le « complexe » *Tityus trivittatus* tel que nous l'avons défini (LOURENÇO, 1978, 1980), comprend quatre formes, définies au départ comme des sous-espèces, mais élevées récemment au rang spécifique pour des raisons d'ordre biogéographique et écologique (LOURENÇO, 1982a). Il représente un bon exemple de groupe où la séparation des espèces dépend en grande partie des dessins pigmentaires de chacune d'entre elles.

Nous avons étudié la disposition des taches pigmentaires, les dessins, chez *Tityus fasciolatus*, espèce pour laquelle le cycle biologique avait été réalisé, et dont nous disposions alors d'un échantillon très important et homogène, provenant d'une population bien définie. Au total 1866 exemplaires ont été étudiés : 118 ♂, 325 ♀ et 1423 immatures, aux-

quels 200 embryons environ ont été ajoutés. Tous les stades du développement postembryonnaire étaient représentés dans l'échantillon (fig. 1 à 3).

Sur la totalité des exemplaires étudiés, nous avons observé une disposition invariable des dessins, notamment indépendante de l'âge et du sexe. On a donc pu affirmer que le caractère en question était ontogénétiquement invariable. L'étude des autres espèces du « complexe », bien que fondée sur des échantillons moins importants, a démontré la même invariabilité du caractère.

A présent, d'autres études sont en cours ; celle qui a été réalisée récemment sur le « complexe » *Tityus stigmurus* (LOURENÇO, 1981a) a apporté des résultats semblables.

3 — Situations dans lesquelles le caractère « pigmentation » fournit des exemples de variabilité intraspécifique

Les dessins peuvent fournir de bons critères d'identification chez divers groupes de Buthidae, cependant l'existence possible d'un polymorphisme chez certaines espèces exige quelques précautions.

Un récent travail de révision du genre *Ananteris* (LOURENÇO, 1982b) a permis de constater la grande utilité des pigments, particulièrement de ceux des chélicères, dans l'identification des espèces, et, dans la plupart des cas, les résultats tirés de l'analyse de ce caractère ont été confirmés par des résultats d'ordre biogéographique et écologique. Pour une espèce néanmoins, *A. ashmolei*, nous avons pu déceler l'existence d'un polymorphisme. Des situations similaires, amenant à croire à l'existence d'espèces polymorphes, ont été décrites à propos du genre *Centruroides* par STAUNKE (1971) et plus récemment par WILLIAMS (1980).

a) Cas d'*Ananteris ashmolei*

L'espèce *A. ashmolei* a été décrite du sud de l'Équateur (LOURENÇO, 1981b). Au cours de la récente révision des espèces du genre *Ananteris* (LOURENÇO, 1982b), nous avons examiné quelques exemplaires provenant du Costa Rica, qui, à première vue, nous ont paru appartenir à une nouvelle espèce, voisine d'*A. ashmolei*. Les deux formes comparées présentent des différences dans la disposition de la pigmentation et les exemplaires du Costa Rica sont également de taille beaucoup plus petite que ceux de la forme trouvée en Équateur. A la suite de ce travail, nous avons eu l'occasion d'étudier du matériel provenant de Panama et de Colombie, ce qui nous a permis d'observer des formes intermédiaires entre celles du Costa Rica et celles de l'Équateur. Nous avons donc pu conclure que toutes les formes en question appartenaient en réalité à une seule population (espèce *A. ashmolei*) ; cette espèce, vraisemblablement polymorphe, présente une sorte de gradient (cline) pour le caractère pigmentation, tout au long de son aire de distribution.

b) Les cas de *Centruroides sculpturatus* et de *C. exilicauda*

STAUNKE (1971) a mis en évidence l'existence d'un cas important de polymorphisme chez *Centruroides sculpturatus*, pour le caractère coloration. Il démontre, d'ailleurs, à partir de plusieurs expériences, que *C. sculpturatus* et *C. gertschi* ne sont que des formes différemment colorées d'une même espèce.

L'expérience la plus favorable pour montrer le polymorphisme de *C. sculpturatus* a été la reproduction en laboratoire de femelles fécondées dans la nature, et récoltées dans

une population mixte qui comprenait des individus soit à bandes foncées longitudinales typiques, soit à dos uniforme sans bandes. Certaines femelles ont eu des portées mixtes, avec des larves à bandes et des larves sans bandes. STAHNKE définit aussi quatre modèles de coloration pour les individus du deuxième stade nymphal, mais cela nous paraît plus difficile à interpréter.

Dans un récent travail sur les Scorpions de Baja California, WILLIAMS (1980) mentionne brièvement l'existence d'un « dimorphisme de coloration » chez *Centruroides exilicauda*. Il ne donne aucun résultat d'expérimentation réalisée en élevage.

Les résultats obtenus par STAHNKE sont apparemment assez clairs pour justifier l'existence d'un polymorphisme. Ceux de WILLIAMS, bien qu'évidents, manquent de contrôle expérimental, d'où la difficulté d'attribuer un statut précis aux formes indiquées. Le recours à l'élevage reste le seul moyen permettant la résolution des problèmes taxonomiques posés par les cas de polymorphisme.

4 — Un cas particulièrement difficile à résoudre, celui de l'espèce « cosmopolite » *Isometrus maculatus*

Le genre *Isometrus* est représenté en Amérique par une seule espèce, *I. maculatus* ; cette espèce, assez ancienne, a été de toute évidence décrite du Surinam, et est actuellement considérée comme une espèce cosmopolite étant donné qu'on la retrouve un peu partout dans le monde : en Amérique, Afrique, Asie, Océanie etc. Une question se pose néanmoins : les formes retrouvées dans les différentes parties du monde correspondent-elles effectivement toutes à un même taxon ?

Des études ont été entreprises récemment sur différents caractères morphologiques d'*Isometrus maculatus*, afin de répondre au moins partiellement à cette question. GYSIN et CORROLLER (1968), après l'étude d'un important matériel, arrivent à la conclusion que toutes les formes nommées *I. maculatus* correspondent à un taxon unique, l'espèce *I. maculatus* ; ils remarquent néanmoins des variations de la pigmentation, mais affirment : « tous les exemplaires que nous avons pu examiner étant authentiquement isospécifiques et les variations morphologiques n'excédant jamais les limites systématiques classiquement admises. Nous pensons, en effet, qu'on ne peut valablement considérer les variations de pigmentation ou de décoration comme ayant valeur taxinomique ». VACHON (1972) accepte la condition cosmopolite d'*I. maculatus*, mais fait la remarque suivante : « il apparaît que cette espèce, très largement répandue, présente des variations morphologiques certaines. Seule, une étude comparée d'un important matériel provenant des diverses stations mondiales permettra de savoir si l'espèce *maculatus* n'est pas, en fait, un ensemble de formes, de sous-espèces relativement distinctes ».

L'utilisation des caractères tirés de la coloration et de la pigmentation dans l'étude des *Isometrus* a déjà été envisagée par KRAEPELIN (1913). VACHON (1976) réaffirme la possibilité d'utiliser un tel caractère dans l'étude des *Isometrus*, et remarque d'ailleurs que la séparation entre certaines espèces n'est faite qu'en fonction de la présence ou de l'absence de pigmentation.

Nous croyons que, compte tenu des différentes opinions émises par les auteurs ci-dessus, la pigmentation doit être envisagée comme un caractère utilisable pour établir si les différentes populations d'*I. maculatus* appartiennent ou non à un même taxon.

Dans un premier temps, tel que le propose VACHON (1972), l'étude comparative d'échantillons importants, provenant de différentes populations mondiales doit être entreprise ; une telle étude permettra de connaître au moins le degré de différence existant entre les diverses populations. Cela ne sera cependant pas suffisant pour apporter des preuves décisives sur le statut à donner à la forme *I. maculatus*, car on pourrait très bien se trouver devant une espèce polymorphe ; des conclusions définitives ne seront obtenues qu'après des tentatives d'hybridation entre individus des différentes populations ; les résultats associés à des études biogéographiques pourront permettre de savoir s'il s'agit d'une espèce unique, polymorphe, ou d'un complexe d'espèces ou de sous-espèces étroitement liées.

CONCLUSIONS

Après l'exposé précédent, nous croyons utile de retenir les aspects suivants :

1. Avant d'établir la validité du caractère coloration ou pigmentation, comme critère d'identification de taxa présumés différents, le chercheur concerné doit rechercher la variabilité de ce caractère, s'il y en a une, tant à partir d'échantillons significatifs provenant de populations bien définies, qu'au cours du développement postembryonnaire dans tous les cas où c'est possible.

2. Certaines espèces ne présentent de toute évidence aucune variabilité dans leurs dessins pigmentaires, comme *Tityus fasciolatus*. De plus, l'existence d'espèces polymorphes, à l'intérieur de quelques genres, comme *Centruroides* et *Ananteris*, amène certains chercheurs à condamner de manière malheureusement irréversible toute utilisation de la coloration et de la pigmentation pour l'étude taxonomique des Scorpions, en particulier ceux de la famille des Buthidae. Néanmoins, les cas bien étudiés semblent démontrer, au moins pour le moment, que les espèces polymorphes (bien que nombreuses) sont encore l'exception plutôt que la règle.

3. Le degré de la variabilité ne devrait pas autoriser le choix des niveaux, soit spécifique, soit sous-spécifique, pour un taxon donné. Un nombre excessif de sous-espèces existe en particulier chez les Scorpions de la famille des Buthidae, conséquence de l'utilisation des méthodes systématiques classiques, « typologiques » ; ces méthodes sont en effet insuffisantes pour détecter les cas de polymorphisme. Seul, le recours à l'élevage permet l'éventuelle démonstration d'interfécondité entre formes morphologiquement différentes ; les observations de type biogéographique peuvent permettre la reconnaissance de zones de contact entre deux sous-espèces, où une hybridation régulière doit se produire, ou encore la distribution en cline d'une espèce polymorphe. L'association de ces différentes approches conduira alors à la définition d'un statut convenable.

TRAVAUX CITÉS

- GYSIN, J., et Y. LE CORROLLER, 1968. — Contribution à l'étude systématique du Scorpion « *Iso-metrus maculatus* » (De Geer, 1778). *Archs Inst. Pasteur Algér.*, **46** : 64-75.
- HOFFMANN, C. C., 1932. — Monografias para la entomologia médica de Mexico. Monografia num. 2. Los Scorpiones de Mexico. 2^o parte. Buthidae. *Ann. Inst. Biol. Mexico*, **3** : 243-361.

- KRAEPELIN, K., 1911. — Neue Beiträge zur Systematik der Gliederspinnen. *Mitt. naturh. Mus. Hamb.*, **28** : 59-107.
- 1913. — Neue Beiträge zur Systematik der Gliederspinnen. III. Bemerkungen zur Skorpionenfauna Indiens. *Mitt. naturh. Mus. Hamb.*, **30** : 123-167.
- LOURENÇO, W. R., 1978. — Étude sur les Scorpions appartenant au « complexe » *Tityus trivittatus* Kraepelin, 1898 et en particulier, de la sous-espèce *Tityus trivittatus fasciolatus* Pessôa, 1935 (Buthidae). Morphologie, systématique, répartition géographique, écologie, biologie générale et biologie sexuelle. Thèse doctorat de spécialité (3^e cycle), Univ. Paris VI, I : 128 p., II : 55 pl.
- 1979. — Le Scorpion Buthidae : *Tityus mattogrossensis* Borelli, 1901 (Morphologie, écologie et développement postembryonnaire). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **1**, sect. A, (1) : 95-117.
- 1980. — Contribution à la connaissance systématique des Scorpions appartenant au « complexe » *Tityus trivittatus* Kraepelin, 1898 (Buthidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **2**, sect. A, (3) : 793-843.
- 1981a. — Sur la systématique des Scorpions appartenant au complexe *Tityus stigmurus* (Thorell, 1877) (Buthidae). *Revta bras. Biol.*, **41** (2) : 351-362.
- 1981b. — Scorpions cavernicoles de l'Équateur. *Tityus demangei* n. sp. et *Ananteris ashmolei* n. sp. (Buthidae) ; *Troglotayosicus vachoni* n. gen., n. sp. (Chaetidae), Scorpion troglobie. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **3**, sect. A, (2) : 635-662.
- 1982a. — Le véritable statut des formes du « complexe » *Tityus trivittatus* Kraepelin, 1898 (Scorpionés, Buthidae). Note complémentaire. *Boll. Musei Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino*, **1** : 1-4.
- 1982b. — Révision du genre *Ananteris* Thorell, 1891 (Scorpionés, Buthidae) et description de six nouvelles espèces. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., **4**, sect. A, (1-2) : 119-151.
- MELLO-LEITÃO, C., 1931. — Divisão e distribuição do gênero *Tityus* Koeh. *Anais Acad. bras. Cienc.*, **3** (3) : 119-150.
- 1939. — Revisão do gênero *Tityus*. *Physis*, **17** : 57-76.
- 1945. — Escorpiões sul-americanos. *Arqs Mus. nac., Rio de J.*, **40** : 1-468.
- STAHNKE, H. L., 1971. — Some observations of the genus *Centruroides* Marx (Buthidae, Scorpionida) and *C. sculpturatus* Ewing. *Ent. News*, **82** : 281-307.
- VACHON, M., 1972. — Remarques sur les Scorpions appartenant au genre *Isometrus* H. et E. (Buthidae). A propos de l'espèce *Isometrus maculatus* (Geer) habitant l'île de Pâques. *Cahiers Pacif.*, **16** : 169-180.
- 1976. — *Isometrus (Reddyanus) heimi*, nouvelle espèce de Scorpion Buthidae habitant la Nouvelle-Calédonie. *Cahiers Pacif.*, **19** : 29-45.
- WILLIAMS, S. C., 1980. — Scorpions of Baja California, Mexico, and adjacent Islands. *Occ. Pap. Calif. Acad. Sci.*, **135** : 1-127.